BEITRÄGE

ZUR ALLGEMEINEN

STAMMESGESCHICHTE

DER

WIRBELTHIERE.

VON

C. HASSE

O. Ö. PROF. DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT BRESLAU.

MIT DREI LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1883.

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b22413340

VICTOR HENSEN

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE IN KIEL

IN TREUER ANHÄNGLICHKEIT

GEWIDMET.

KNORPELGANOIDEN.

Die Güte meiner Herren Collegen Salensky in Kasan und Rosenberg in Dorpat hat mich in den Stand gesetzt, die lang ersehnte Untersuchung über die Entwicklung der Wirbelsäule der Ganoiden aufzunehmen. Damit habe ich eine sichere Grundlage für die Stammesgeschichte der Tectobranchier gewonnen, und ich kann jetzt den strengen Beweis für die Richtigkeit der wesentlichsten stammesgeschichtlichen Auseinandersetzungen, welche ich in einer früheren Abhandlung über die fossilen Cestracionten[1]) und in meinem Werke über die Elasmobranchier[2]) niedergelegt habe, liefern. Beiden Herren sage ich für die mir in freundschaftlichster Weise geleisteten wichtigen Dienste hiermit meinen herzlichsten Dank. Freilich ist das Untersuchungsmaterial kein lückenloses, und es ist ein dringendes Bedürfniss, die Thatsachen an einer vollkommenen Entwicklungsreihe zu prüfen, allein im Wesentlichen halte ich mich überzeugt das Richtige getroffen zu haben, um so mehr, weil die von mir zu entwickelnden Funde im schönsten Einklang mit dem stehen, was vor mir andere Forscher, namentlich Kölliker[3]), Gegenbaur[4]), W. Müller[5]), Götte[6]) thatsächlich gefunden haben.

Der Forscher, dem wir in neuester Zeit eingehende Nachrichten über die erste Entwicklung der Störe und zwar des Sterlets verdanken, ist Salensky[7]), und wenn ich auch bedauern muss, des Russischen unkundig zu sein, und ausser Stande bin den Text entsprechend zu würdigen, so geben doch die Abbildungen dieses trefflichen Forschers ein einigermassen klares Bild. Die späteren Stufen sind oft genug von Anderen, namentlich auch zuletzt von Götte[8]) untersucht, und herrschen über den Bau keine wichtigen Meinungsunterschiede.

Wenn man von der im mittleren Keimblatt erfolgenden ersten Entwicklung der chorda dorsalis, ihrem Verlauf und ihrer Zusammensetzung absieht, welche sich in nichts Wesentlichem von dem, was andere Fische darbieten, unterscheidet, so geht aus den Figuren Salensky's hervor, dass, wenn die Vacuolisirung der Rückensaite beginnt, sich neue Elemente am Aufbau der Wirbelsäule

---

[1]) Morphologisches Jahrbuch Bd. IV.

[2]) Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena. 1879—1882.

[3]) Denkschriften der Senkenbergischen Gesellschaft Bd. V und Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der chorda dorsalis. Würzburger Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft 1870.

[4]) Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen. Jenaer Zeitschrift Bd. III.

[5]) Über den Bau der chorda dorsalis. Jenaer Zeitschrift Bd. VI.

[6]) Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XV.

[7]) Entwicklungsgeschichte des Sterlet. Arbeiten der Kasan'schen naturforschenden Gesellschaft Bd. X. — [8]) l. c.

betheiligen, nämlich die der skeletogenen Schicht, in welcher sich die knorpeligen Bogen entwickeln, und dann eine um die Oberflächenzellen der chorda gelagerte Scheide. Diese letztere wird allmählich stärker, radiär gestreift, und man unterscheidet dann an ihr die bekannte Faserschicht und die sogenannte elastica externa. Die skeletogene Schicht stellt anfänglich eine dünne Lage rundlicher Zellen, später eine stärkere Masse theils rundlicher, theils spindelförmiger Zellen dar.

Alle früheren Forscher stimmen darin überein, dass diese Chordascheide in allen ihren Theilen als eine zellenlose Hülle nicht von den Zellmassen der skeletogenen Schicht, sondern von den Oberflächenzellen der chorda gebildet wird, dass also der eigentliche Axentheil der Wirbelsäule chordalen und nicht wie bei den Elasmobranchiern, den Knochenganoiden, den Teleostiern, den Amphibien und den Amnioten sowohl chordalen, wie namentlich auch skeletogenen Ursprungs ist.

In welcher Weise nun aber die Bildung aus den Chordazellen vor sich geht, wie sich die elastica, wie sich die Fasermasse, welche den Hauptbestandtheil bildet, aus ihnen entwickeln, darüber herrscht durchaus keine Klarheit, und doch ist eine genaue Vorstellung von den Bildungsvorgängen unumgänglich nothwendig, will man tiefer in den allgemeinen stammesgeschichtlichen Zusammenhang der Wirbelthiere eindringen und weiterhin die merkwürdigen Strukturverhältnisse bei den Dipnoi sowohl, wie bei den Knochenganoiden verstehen. Einige, wie W. Müller[1]), halten die radiäre Streifung für Porenkanäle, andere, wie Gegenbaur[2]), stellen sich unter ihr eine Sonderung einer homogenen Cuticularsubstanz vor.

Um nun das Resultat meiner Untersuchungen an die Spitze zu stellen, so lehren mich dieselben, dass die sogenannte Chordascheide der Knorpelganoiden, wie die der Cyclostomen chordalen Ursprungs und der sogenannten cuticula chordae oder der elastica interna vor Allem der Amphibien und Amnioten homolog ist, dass dieselbe ferner in ihrem wesentlichen Bestandtheile, der Faserschicht, in derselben Weise entstand, wie das Dentin und abgesehen von der Verkalkung oder Verknöcherung denselben Bau wie dieses Gewebe hat.

Auf diese Weise erklärt es sich, wie im Falle der Verkalkung oder Verknöcherung der eigentlichen Chordascheide, wie solches bei den Teleostiern vorkommt, zahnbeinähnliche Strukturen in der Wirbelsäule beschrieben werden. Ist nun aber der Vergleich schon oft ausgesprochen worden, so muss ein Schritt über den Vergleich hinaus gethan werden, und man muss auf stammesgeschichtlichem Boden stehend die Gleichheit der Gewebe annehmen.

Das jüngste Stadium, welches ich von Acipenser ruthenus untersuchte, gehörte einem Thiere von 13 mm Körperlänge an. Die chorda zeigte sich bereits vacuolisirt, allein an der Oberfläche (Fig. 1 und 2 *che*) tritt wie bei so vielen Wirbelthieren eine schöne Lage rundlicher, durch eine Kittsubstanz mit einander verbundener Zellen von starkem Tinktionsmögen, das sogenannte Chordaepithel auf. Dasselbe lag einer zarten, homogenen Cuticularmembran, der elastica oder der elastica interna der Autoren (Fig. 1, 2 *ech*) unmittelbar an, welche als eine zusammenhängende cuticulare Umwandlung des embryonalen Zellprotoplasma anzusehen ist. Die Elasticität zeigt sich deutlich in den welligen Biegungen, welche dieselbe auf dem Querschnitt annimmt.

Mit diesem zarten Häutchen ist nun die Bildung der Chordascheide eingeleitet. Der Zusammenhang derselben mit den Zellen der Rückensaite ist ein ausserordentlich lockerer, während sie dagegen mit dem nächstfolgenden Gewebe der Wirbelsäule, der skeletogenen Schicht, fest verbunden erscheint,

---

[1]) Über den Bau der chorda dorsalis. Jenaer Zeitschrift Bd. VI. — [2]) Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen. Jenaer Zeitschr. Bd. III.

so dass man zweifelhaft sein kann, ob sie ein Bildungsprodukt dieser oder der chorda ist. Eine sichere Entscheidung hierüber zu treffen, ist ganz ausserordentlich schwer; allein ich glaube bis auf Weiteres daran festhalten zu müssen, dass die Bildung von dem Chordaepithel abhängt.

Die elastica wird, wie bereits erwähnt, von der skeletogenen Schicht (Fig. 1 und 2 *sc*) umlagert, welche den Charakter einer homogenen, embryonalen Bindesubstanz (Bindegewebszellen mit homogener Zwischenzellmasse) trägt. Dieselbe ist ein Theil der gesammten embryonalen Binde- oder Stützsubstanz und ist demnach, wie Götte[1]) ganz richtig hervorhebt, von derselben geweblich nicht gesondert, so dass sich dieselbe ventral an der Wand der Leibeshöhle, dorsal um das Centralnervensystem und in die Cutisplatte sowohl, wie zwischen die Muskelsegmente fortsetzt. In diese Masse ist unter der chorda der hypochordale Zellstrang (Fig. 1), und unter diesem wieder die aorta (Fig. 1 und 2 *ao*) eingebettet, deren Wandung aus einem einfachen Endothelrohr besteht und lediglich embryonale Blutzellen (Leucocyten) enthält. Die übrigen Häute sind erst im Begriff sich zu bilden. Es findet sich nämlich um das Endothelrohr, durch Umwandlung der Zellen der skeletogenen Schicht entstanden, eine Plattenzellmembran (Fig. 1) (fibroplastische Zellen).

Die Zwischenzellsubstanz der skeletogenen Schicht ist fest-weich, die Zellen sind zum Theil rundlich und in Theilung begriffen, zum Theil spindel- oder sternförmig, mit unter einander sich verbindenden Ausläufern. Ein Theil der Zellen liegt dabei concentrisch um die aorta und um die chorda gelagert. Von einer Sonderung knorpeliger oberer und unterer Bogentheile ist noch keine Rede, nur erscheint die skeletogene Schicht an den Stellen, wo sie sich später bilden sollen, stärker entwickelt.

Selbstverständlich habe ich es mir ganz besonders angelegen sein lassen, der wichtigen Frage nach der Entstehung der skeletogenen Schicht und damit der Bindesubstanzen überhaupt nachzugehen, und ich glaube dabei zu einem bestimmten Ziel gekommen zu sein.

Die skeletogene Schicht, wie die Bindesubstanz überhaupt entsteht zuerst durch Auswanderung von embryonalen Blutzellen aus der aorta.

Sie entsteht meines Erachtens nicht durch Wucherung der Zellelemente der Gefässwandung des Endothelrohres. Es gelang mir, wenn auch äusserst selten, zu sehen, wie in der endothelialen Wand der aorta eine Zelle lagerte (Fig. 2), welche zum Theil in den Gefässraum, zum Theil bereits in die skeletogene Schicht ragte. Der Charakter dieser Zellen entsprach durchaus dem der embryonalen Blutzellen. Nie ist es mir dagegen gelungen Übergänge von diesen Zellen zu den Zellen des endothelialen Rohres der aorta nachzuweisen, und somit den Ursprung der skeletogenen Schicht aus diesen darzuthun. Dieselben erschienen mir stets bei den Bildungsvorgängen vollkommen passiv, unverändert.

Zwischen diesem wichtigen und dem nächstfolgenden Entwicklungsstadium (Körperlänge 3 cm) befindet sich nun leider eine Lücke, welche sich trotz der grössten darauf verwandten Mühe nicht ausfüllen liess; allein ich glaube, sie ist nicht derartig, dass man durchaus auf die Herstellung eines Zusammenhanges verzichten muss. Der thatsächliche Befund ist folgender:

Die skeletogene Schicht ist (Fig. 4 *sc*) innerhalb der Basen des Blut- und Rückenmarkrohres zu Hyalinknorpel (Fig. 3 *b*) umgewandelt, die Ausbildung der Neur- und Haemapophysen und der Schaltknorpel hat begonnen, und um die Chordascheide herum ist sie zu einer dünnen, geformten Bindegewebsmasse geworden.

Die wichtigste Veränderung hat aber die Chordascheide erfahren. Bestand sie zuerst nur aus der cuticularen elastica, so sind jetzt drei Lagen unterscheidbar. Im Anschluss an die skeletogene

[1]) Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XV.

Schicht eine homogene, zarte elastica (Fig. 3 und 4 *ech*), darauf eine dickere Faserschicht (Fig. 3 und 4 *f*), und im Anschluss an die chorda eine ungemein feine, homogene, cuticulare Grenzschicht (Taf. 3 *cch*), eine cuticula chordae.

Auch an der Rückensaite selbst sind nicht unwichtige Veränderungen zu verzeichnen. Abgesehen davon, dass die Vacuolisirung der centralen Abschnitte der chorda vorgeschritten ist, hat sich das Zelllager der Oberfläche (Fig. 4 *che*), das Chordaepithel, insofern verändert, als die Grenzen der einzelnen Zellen nicht mehr deutlich zu unterscheiden sind. Sie stellen ein protoplasmatisches Lager, mit zahlreich eingestreuten Kernen dar, welches sich leicht von der cuticula chordae abhebt. Diese ist dagegen mit der Faserschicht auf das Innigste verbunden.

Die Faserschicht zeigt bereits das radiärstreifige Aussehen, welches an der erwachsenen Wirbelsäule so deutlich zu Tage tritt, jedoch sind die Streifen nicht gleichmässig fein (Fig. 3 und 4 *f*). Es zeigen sich oftmals gröbere Stränge. Alle verlaufen aber wellig, vielleicht in Folge der nach der Durchschneidung zu Stande kommenden Zusammenziehung der cuticularen Membranen, zwischen welchen sie gelagert sind.

Ich hege nun keinen Zweifel, dass der Gang der Entwicklung folgender gewesen ist: Nach Bildung der cuticularen elastica hat sich zwischen ihr und der chorda die Faserschicht zu bilden begonnen, und gleichzeitig mit dieser oder noch wahrscheinlicher etwas später nahm die Bildung der zarten cuticula chordae ihren Anfang. Die äusserste Schicht der Chordascheide ist demnach das zuerst Gebildete, die anderen Lagen folgen später.

Es fragt sich nun: woher stammt die so wichtige Faserschicht, welche die Hauptmasse der Chordascheide und damit des Axentheils der Wirbelsäule bildet? Darüber habe ich in diesem Entwicklungsstadium keine sichere Aufklärung erhalten, wohl aber in einem nächstfolgenden (Körperlänge 12 cm). Der Fortschritt liegt bei diesem in einer Dickenzunahme sämmtlicher Schichten der Chordascheide, wenn auch das Dickenwachsthum in ungleichem Maasse erfolgt. Am meisten hat die Faserschicht (Fig. 5 *f*), weniger die elastica (Fig. 5 *ech*), am wenigsten die cuticula chordae (Fig. 6 und 7 *cch*) zugenommen. Dabei ist noch insofern eine Änderung eingetreten, als die Radiärstreifung der Faserschicht sich nicht allein oder vorzugsweise geltend macht, sondern es zeigt sich auch deutlich eine concentrische Streifung, welche dadurch entsteht, dass die radiären Faserzüge in verschiedenen Ebenen abbiegen (Fig. 5). Ich will dabei zugleich hervorheben, dass eine Auflösung der breiteren Streifen zu feineren stattfindet.

Eine nicht unwichtige Änderung ist auch mit dem Chordaepithel (Fig. 5, 6, 7 *che*) vor sich gegangen. Das protoplasmatische Lager hat sich nicht unerheblich verdickt, und die Kerne liegen in mindestens doppelten Reihen. Ich habe ebenso wenig in dieser, wie in der nachfolgenden Stufe eine scharfe Sonderung der Zellgrenzen wahrnehmen können.

Die wichtigste Erscheinung ist nun aber das Auftreten von langen, protoplasmatischen, allerdings unendlich leicht verletzbaren Fortsätzen (Fig. 7), welche sich aus dem Chordaepithel erheben, durch die cuticula chordae hindurchtreten und sich nach Art der Sharpey'schen Fasern im Zahnbein verlieren. Nachdem ich einmal diesen Fund gemacht hatte und nachgewiesen war, dass die cuticula chordae eine durchbrochene Membran, eine elastische membrana fenestrata ist, war es selbst dort, wo die Rückensaite abgehoben war (Fig. 6), nicht schwer, entweder an den Löchern der durchbrochenen Membran, oder selbst in denselben steckend diese protoplasmatischen Fortsätze nachzuweisen, und es zeigte sich deutlich, dass die breiten Streifen der Faserschicht die senkrecht aus dem Chordaepithel aufsteigenden Protoplasmafortsätze sind. Dagegen ist es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die feineren von solchen Fortsätzen herrühren, welche auf kürzerer oder längerer

Strecke (Fig. 7) unter der cuticula chordae fortlaufen, um dann erst zu durchbohren.[1]) Ferner zeigte sich ganz deutlich das Abbiegen der Fortsätze aus dem radiären in den concentrischen Verlauf (Fig. 6). Somit wird die Faserschicht durch die protoplasmatischen, wie im Knorpel mittelst einer Kittsubstanz gleichmässig mit einander verbundenen Fortsätze des Chordaepithels gebildet, welche allmählich an Länge, beziehungsweise an Stärke zunehmen. Es ist, wie bereits erwähnt, genau dasselbe Verhalten wie zwischen den Sharpeyschen Fasern und der Grundsubstanz des Zahnbeins, nur mit dem Unterschiede, dass in der Kittsubstanz der Faserschicht der Chordascheide keine homogene Verkalkung stattfindet. Das ist erst bei höheren Thierformen der Fall.

Der Bau der Wirbelsäule in späteren Entwicklungsstadien und im erwachsenen Alter ist so häufig Gegenstand der Beschreibung gewesen, und in der neuesten Zeit namentlich auch unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur von Götte[2]) so eingehend beschrieben worden, dass ich mich ziemlich kurz fassen kann. Ich habe dabei ausser Acipenser sturio und oxyrhynchus auch Polyodon spatula untersucht, allein weder in mikro- noch in makroskopischer Beziehung irgend welche erheblichen Unterschiede gefunden. Ich will die Verhältnisse bei Acipenser sturio der Beschreibung zu Grunde legen.

Die Rückensaite mit dem funiculus chordae (Fig. 8 *fc*) und dem Chordaepithel ist nur insoweit zu berücksichtigen, als auf dem Längsschnitt (Fig. 9) schwache Einschnürungen erscheinen. Dieselben sind kaum angedeutet und unregelmässig, durchaus nicht wie sonst gewöhnlich den Bogenbasen entsprechend, ein Beweis, dass der Einfluss dieser skeletogenen Elemente auf die chorda geringer ist, wie bei anderen Thierabtheilungen. Es kann das nicht überraschen, da wir ja gesehen haben, dass die Chordascheide ein Produkt der Rückensaite ist und somit dem concentrischen Wachsthum der Bogen durch ein excentrisches Wachsthum der Elemente der Rückensaite ein gewisses Gegengewicht erwächst.

Die ungemein zarte cuticula chordae, die Faserschicht, und die namentlich unter den Bogenbasen zerrissene elastica zeigen, abgesehen von der Dicke, keine Unterschiede von dem Verhalten in früheren Zeiträumen. Nur ist Hand in Hand mit der vorschreitenden Entwicklung der Bogenknorpel der skeletogenen Schicht im vorderen Theile der Wirbelsäule die Faserschicht dünner, als hinten, ein Umstand, auf welchen ich am Schlusse der Abhandlung noch besonders zu sprechen kommen werde (Fig. 10 und 11).

Am Schwanze (Fig. 8 und 12) sind die knorpeligen oberen und unteren Bogenstücke vollkommen von einander getrennt, oder richtiger nur durch den bindegewebigen, aussen um die Chordascheide lagernden Antheil der skeletogenen Schicht mit einander verbunden, am vordersten Rumpftheile findet jedoch seitlich eine direkte Verschmelzung, dorsal und ventral dagegen eine indirekte Vereinigung statt. Dorsal geschieht eine solche durch Vermittlung eines dicken Bindegewebes, ventral dagegen durch Hülfe von Bindegewebe und Knorpel (Fig. 11), von welch letzterem wir wohl anzunehmen haben, dass derselbe in der skeletogenen Schicht an Ort und Stelle selbständig entstanden ist. Die Vereinigung der Bogen findet, wie man namentlich durch Vergleichung der vorderen und hinteren Rumpfabschnitte deutlich sehen kann, hauptsächlich durch das Auswachsen der knorpeligen unteren Bogentheile statt, und zwar vorzugsweise der Haemapophysen (Fig. 10, 12, 13 *h*), welche (Fig. 10 *ao*) den bekannten Canal für die aorta bilden, während die seitlich gestellten Haemapophysenenden (Fig. 14) als Träger der wie bei den übrigen Thieren zwischen den Muskelsegmenten selbständig

---

[1]) Die Verdickung des Chordaepithels mag zum Theil wohl auf diesen Verlauf der Fortsätze in der Fläche desselben zurückzuführen sein.

[2]) Beiträge zur vergleich. Anatomie d. Skelettsystems d. Wirbelthiere. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. XV.

tstandenen Rippen dienen. Mit dieser Vereinigung der oberen und unteren Bogen geht dann am rdersten Rumpfabschnitt noch eine Verkalkung derselben (Fig. 11) an der Oberfläche Hand in Hand. uf diese hat bereits Gegenbaur[1]) ganz besonders die Aufmerksamkeit gelenkt. An dieser Stelle t der Aortenkanal nicht durch Haemapophysenknorpel geschlossen. Übrigens zeigt sich der Knorpelschluss desselben hinten (Fig. 14) auch nicht zusammenhängend, sondern er besteht aus einer Menge nz unregelmässiger Stücke.

Die Neurapophysen sind am Schwanze (Fig. 12 *n*) kleine, unregelmässig dreiseitige Knorpelchen, ährend sie am Rumpfe (Fig. 13 *n*) regelmässig erscheinen und hier der Spitze näher von den Rückenarksnerven durchbohrt werden. Sie buchten sich an der Seite der Chordascheide ventral nur wenig r. Viel deutlicher sind die intercalaria neuralia entwickelt. Am Schwanze (Fig. 12 *in*) stellen sie gelmässige, vierseitige, über dem Rückgratskanal zusammenschliessende Stücke dar und zeigen überall leine accessorische Schaltstücke (Fig. 12 *ina*). Am Rumpfe fehlen diese letzteren, und die interalaria stellen hier ausserordentlich lange, weit über die Neurapophysen hinausgewachsene, nach inten abbiegende und kolbenförmig gestaltete Knorpel dar (Fig. 13 *in*).

Die Haemapophysen (Fig. 12 und 13 *h*) sind am ganzen Körper weit entwickelter, als die oberen ogen und stellen am Schwanze (Fig. 12 *h*) länglich viereckige, dorsal vorgebuchtete Knorpel dar, ährend sie am Rumpfe (Fig. 13 *h*) viel höher als lang erscheinen. Zwischen ihnen finden sich an eiden Körperabschnitten (Fig. 12 und 13 *ih*) elliptische intercalaria haemalia und intercalaria accesoria (Fig. 12 *iha*), letztere jedoch nur am Schwanze. Auffallend ist, dass die Blutbogen nicht den ervenbogen, sondern den grossen Schaltknorpeln gegenüberliegen.

Von Diplospondylie habe ich an den von mir untersuchten Abschnitten der Wirbelsäule Nichts ntdecken können. Specielle, weiter auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen werden aber wohl ie und da bei den Stören dieses Verhältniss ergeben.

---

[1]) Über die Entwicklung d. Wirbelsäule d. Lepidosteus mit vergleichend anatom. Bemerkungen. Jenaer Zeitschr, Bd. III.

DIPNOI.

Ich beginne die Schilderung mit Protopterus annectens, welches Thier ich trotz des biserialen Archipterygium bei Ceratodus für älter halte. Darauf weisen unter anderem die Befunde von Wiedersheim[1]) über das Hautskelett, über die Lage der vorderen Extremität, über die äusseren Kiemen, darauf weist aber vor Allem das ausschlaggebende Verhalten der Wirbelsäule hin. Die Entwicklung der chorda ist weit bedeutender als bei Ceratodus, und die knorpeligen Theile des Skelettes desselben sind viel geringer entwickelt.

Ich stelle diese Angabe über das Alter des Protopterus an die Spitze, weil es mir scheint als messe man in neuerer Zeit der Anatomie des Ceratodus für die Morphologie und die allgemeine Stammesgeschichte eine grössere Bedeutung bei, als der von Protopterus und Lepidosiren.

PROTOPTERUS.

Der Axentheil der Schwanzwirbelsäule (Fig. 13 *a*) ist nicht ein vollkommen gleichmässiger Strang, sondern er erscheint an den Ansatzstellen der Neur- und Haemapophysen ein wenig eingebogen. Ausserdem finden sich zwischen den Bogen, als erste Andeutung einer Gliederung zu Wirbel und Zwischenwirbelgewebe, schmale, senkrecht über die Seitenfläche verlaufende Streifen, welche bald einfach, bald mehrfach (Fig. 15), jedoch in unregelmässigen Abständen verlaufen. Von Verkalkungen oder Verknöcherungen ist keine Spur zu entdecken. Dasselbe gilt auch für den Axentheil der Rumpfwirbelsäule (Fig. 16 *a*), welcher, selbstverständlich stärker entwickelt, sich dadurch auszeichnet, dass weder Andeutungen von Einschnürungen von Seiten der Bogen vorhanden sind, noch Spuren einer Gliederung.

Die knorpeligen Bogenabschnitte der Wirbelsäule zeichnen sich, und das bedingt einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den Elasmobranchiern und den Knorpelganoiden, einmal durch den vollkommenen Mangel von Schaltknorpeln, und dann dadurch aus, dass sowohl die Neurapophysen, wie die Haemapophysen und die Rippen bis an ihre Basen periostal verknöchert sind. Dieses Verhalten ist paläontologisch von grosser Wichtigkeit, weil die unverknöcherten Bogentheile der Knorpelganoiden niemals erhalten sein können, während das dagegen bei den gleichen Theilen der Dipnoi der Fall sein kann. Die Verbindung der Rückenmarks- und der Blutbogen geschieht durch das Bindegewebe des nicht verknorpelten Abschnittes des neuralen und haemalen Rohres der skeletogenen Schicht,

[1]) Morphologische Studien, Heft I. Jena 1880. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XVIII.

r allem aber durch Gelenkfortsätze, wie wir sie bei den Knorpelganoiden und den Teleostiern ftreten sehen (Fig. 15 und 16 *pa*). Damit werden bei diesen Thieren wahre Zwischenwirbellöcher m Durchtritt der Nerven, beziehungsweise der Gefässe gebildet. Die Stellung der Bogen ist wie i den Knorpelganoiden eine eigenthümliche insofern, als Neur- und Haemapophysen einander nicht tsprechen (Fig. 15), in denselben senkrechten Ebenen gelagert sind, sondern die Basen der Blut-gen entsprechen mehr oder minder den Zwischenräumen zwischen den Rückenmarksbogen. Im brigen sind beide gleich gestaltet und an ihren Basen kolbenförmig verdickt. Auch die Form der ickenmarksbogen am Rumpfe (Fig. 16 *n*) ist nicht abweichend. Die Rippen sind an der ventralen äche des Axentheils der Wirbelsäule eingelassen und stark dorsalwärts gekrümmt. Die starken, ngen Dornfortsätze (Fig. 15 und 16 *ps*) sind nach hinten übergelegt.

Ein senkrechter Querschnitt (Fig. 17) durch die Schwanzwirbelsäule zeigt, dass die Bogen-sen (Fig. 17 *n* und *h*) vollkommen von einander getrennt dem Axentheile aufsitzen, und dieses erhältniss ändert sich auch nicht an dem von mir untersuchten Rumpfabschnitt. Während nun er am Rumpfe der Querschnitt des Axentheiles mehr kreisrund erscheint, ist derselbe am Schwanze allen Theilen, den Einschnürungen von Seiten der Neur- und Haemapophysen entsprechend vier-itig, rhomboidal.

Der Axentheil besteht aus der chorda mit ihrem funiculus (Fig. 18 *fc*) und der faserigen Chorda-heide, und letztere wieder aus der cuticula chordae, der mässig entwickelten Faserschicht (Fig. 17 d 13 *f*) und der elastica, also ganz wie bei den Stören. Gerade wie bei diesen sieht man auf m mittleren senkrechten Längsschnitt (Fig. 13) unregelmässige Einschnürungen der chorda, her-hrend von Vorbuchtungen der Scheide, welche namentlich an der ventralen Seite den Charakter harf vorspringender, unregelmässiger Leisten annehmen können. Die Faserschicht ist auf dem ings- sowohl wie auf dem Querschnitt gerade wie bei den Knorpelganoiden hauptsächlich radiär streift. Die Streifen sind fein und nur zwischen den Neurapophysen am Schwanze, an der Stelle r äusserlich sichtbaren, senkrechten Streifen kräftiger entwickelt.

Das mikroskopische Verhalten ist bereits namentlich von Gegenbaur[1]) und in neuerer Zeit n Wiedersheim[2]) berücksichtigt, und wenn ich in meiner Schilderung nicht von den vor allem n Gegenbaur festgestellten Thatsachen abweiche, so möchte sie dennoch nicht überflüssig sein, eil bestimmte Momente auf die Entwicklung, namentlich des Axentheils, ein klares Licht werfen d in stammesgeschichtlicher Beziehung durchaus nicht genügend verwerthet sind.

Das derbe Maschenwerk der Rückensaite wird besonders erwähnt, ebenso, dass eine besondere grenzung eines Chordaepithels nicht vorhanden ist. Das ist vollkommen richtig. Man sieht (Fig. 20) s Maschenwerk der chorda dichtgedrängt in welligem Verlauf radiär bis an die Oberfläche ziehen; lein nirgends habe ich gesehen, dass dasselbe sich zusammenhängend in die Faserschicht fortsetzt. ntweder hört dasselbe an der cuticula chordae (Fig. 19 *cch*) auf, oder man sieht es an der Faser-hicht spitz auslaufend enden (Fig. 20). Dennoch findet sich eine Zellmasse, welche man als Chorda-ithel in Anspruch zu nehmen hat. Es sind an der Oberfläche gelagerte, ovale Zellen (Fig. 14 d 20), deren längster Durchmesser gewöhnlich senkrecht zur Oberfläche der Chorda steht. Sie ichnen sich nur dadurch aus, dass sie nicht dicht gedrängt die Oberfläche bekleiden, sondern Räume vischen sich lassen, in welche sich das Maschenwerk der Chorda, die Intercellularsubstanz gegen die berfläche vorschiebt.

---

[1]) Über die Entwicklung der Wirbelsäule der Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen. Jenaer itschrift Bd. III.

[2]) Morphologische Studien, Heft I. Jena 1880.

Diese Zellen sind es nun, welche ein ganz erhebliches Interesse in Anspruch nehmen, und welche zur Faserschicht in Beziehung treten und dieselbe bilden. Es geschieht das in der Weise wie bei den Stören, jedoch ist dabei eine wichtige Änderung zu verzeichnen. Die Zellen wuchern und wandern in die Faserschicht. Das ist abermals ein Fortschritt in der Organisation der Wirbelsäule, welcher hinausgreift über das, was die Knorpelganoiden darbieten, und es folgt daraus, da die Grunderscheinungen in der Entwicklung des Axentheiles dieselben sind, in stammesgeschichtlicher Beziehung folgendes:

Entweder hat sich Protopterus und mit ihm, wie wir sehen werden, Ceratodus, haben sich also die Dipnoi aus den Knorpelganoiden entwickelt, oder sie sind mit diesen gleichen Stammes. Beide sind dann nach verschiedenen Richtungen auseinander gehende Gruppen.

Ich entscheide mich für die letztere Annahme, welche ich bereits in meiner Abhandlung über die Cestracionten [1]), sowie in meinem Werke über die Elasmobranchier ausgesprochen habe. Mir erscheint trotz der nahen Verwandtschaft der Knorpelganoiden und Dipnoi der Unterschied in der Bildungsweise der Wirbelsäule so erheblich, dass ich an ein Abstammen der letzteren von ersteren nicht glauben kann. Anders läge freilich die Sache, wenn es je gelingen würde, bei den Acipenseres auch nur eine Zelle in der Faserschicht zu entdecken, allein das ist bis jetzt trotz aller darauf verwandten Mühe nicht gelungen.

Die Bildungsweise der Faserschicht lässt sich namentlich an den Stellen deutlich nachweisen, wo die cuticula chordae (Fig. 19*cch*), welche eine ziemlich derbe Haut darstellt, erhalten ist. Von den Zellen des Chordaepithels strahlen zahlreiche feine Fortsätze durch die Lücken derselben in die Faserschicht aus, und gerade diese Feinheit unterscheidet sie wesentlich von den derben Zügen des eigentlichen Gewebes der Rückensaite. Da, wo die Lücken grösser (Fig. 20), die Chordaepithelzellen dichter gedrängt sind, sieht man Zellen mit etwas derberen Fortsätzen in die Faserschicht hineinwandern, und dass dieselben wirklich von den Zellen der Chorda abstammen, das scheint mir klar aus dem Aussehen und der längsovalen Form hervorzugehen. Sind die Zellen eingewandert, dann finden (Fig. 19) offenbar weitere Theilungen statt und dieselben nehmen (Fig. 19 und 21*f*) eine rundliche Gestalt an. Im Übrigen ist der Verlauf der auch hier durch eine Kittsubstanz gleichmässig verbundenen Fasern kein einfach radiärer, sondern sie biegen, wie bei den Stören, namentlich an der Oberfläche in den concentrischen Verlauf ein (Fig. 21*f*).

Die dicke elastica (Fig. 21*ech*) ist namentlich unter den Bogenbasen durchbrochen, unter dem Wachsthumsdruck der Gewebe zerrissen, und hier findet dann in dünner Lage (Fig. 21*b*) eine Einwucherung des Hyalinknorpels der Bogenbasen statt, an deren Grenze die Zellen der Faserschicht oft merkwürdig langgestreckte Formen annehmen. Der Übergang beider Gewebsformen in einander ist ein ganz allmählicher, ein Beweis, dass sie geweblich zusammengehören. Das geht daraus hervor, dass nach der Einwanderung der Chordazellen die Faserschicht dieselben anatomischen Verhältnisse darbietet, wie das Knorpelgewebe der Hornhaut, des Spindelzellknorpels des Labyrinthes, und vor allen Dingen wie der Knorpel der Wirbelsäule der ältesten Elasmobranchier, der Holocephalen, Notidaniden, Echinorhini etc. Zum Schluss wäre noch hervorzuheben, dass die periostale Verknöcherung der knorpeligen Bogenstücke oftmals in concentrischer Schichtung vor sich geht, und dass die skeletogene Schicht zwischen den Bogenbasen auf der elastica ein recht derbes, faseriges Bindegewebe darstellt.

---

[1]) Morphologisches Jahrbuch Bd. IV.

CERATODUS.

In seiner vortrefflichen Monographie über Ceratodus hat Günther[1]) bereits eine klare und im Ganzen zutreffende Beschreibung des Baues dieser interessanten Thierart gegeben und auch seine Abbildungen der Wirbelsäule treffen in der Hauptsache das Richtige, allein es dürften einige Punkte schärfer hervorgehoben, andere mehr in den Hintergrund gedrängt werden.

Wie ich bereits ausführte, erscheint Ceratodus wegen der geringeren Dicke der Chorda, der grösseren Mächtigkeit der Chordascheide und vor Allem auch wegen der bedeutenderen Entwicklung des Knorpels im Bogentheile der skeletogenen Schicht gegenüber Protopterus und Lepidosiren als jüngere Form.

Der Axentheil der Wirbelsäule stellt sowohl am Schwanze, wie am Rumpfe (Fig. 22 und 23 *a*) einen einfachen Cylinder ohne Einschnürungen dar, genau so wie am Rumpfe des Protopterus. Derselbe ist nirgends verknöchert oder verkalkt und zeigt höchstens eine ausserordentlich feine, dichte Streifung (Fig. 23). Am Schwanze, und das ist ein Fortschritt gegenüber Protopterus, stehen sich Haem- und Neurapophysen gerade gegenüber (Fig. 22 *h* und *n*), während am Rumpfe dieses Verhältniss nicht so rein zu Tage tritt (Fig. 23 *h* und *n*), jedoch nahezu erreicht erscheint. Somit ist die Gliederung der Wirbelsäule namentlich am Schwanze eine viel strengere als bei Protopterus. Ferner stellen Rückenmarks- und Blutbogen am Schwanze mit ihren Basen um ein Drittel der Chordascheide herumgreifende, dicht schliessende Knorpel dar, ohne irgend welche Spur von intercalaria (Fig. 22 *n h*). Dieselben sind in allen ihren Theilen unverkalkt, tragen aber an ihren zusammenschliessenden Enden verkalkte Dornfortsätze. Ist nun somit der Verkalkungs- oder Verknöcherungsprocess bei Ceratodus weniger weit vorgeschritten, als bei Protopterus, so spricht das nicht ohne Weiteres dafür, dass das Thier älter und auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehen geblieben ist. Die Ausdehnung der dicht schliessenden knorpeligen Bogen, von denen die Neurapophysen (Fig. 22 und 23) von den Rückenmarksnerven durchbohrt werden, ihr weiteres Herumgreifen über die Seitenfläche des Axentheiles sprechen für ein jüngeres Alter. Nebenbei sind die Bogenplatten am Schwanze an ihrer Oberfläche unregelmässig gebuckelt (Fig. 22).

Die Haemapophysen behalten am Rumpfe ihre ziemlich regelmässige viereckige Gestalt, fahren fort dicht zusammen zu schliessen (Fig. 23 und 24 *h*), nur werden sie niedriger, weichen auseinander zur Bildung einer Gefässrinne für die aorta (Fig. 24) und tragen seitlich stumpfe, mit einer abgeschrägten Gelenkfläche versehene Fortsätze, an welch letzteren die wenig ausgedehnt knorpeligen Rippen (Fig. 24 *r*) gelenkig befestigt sind. Diese verknöchern in ihrer grössten Ausdehnung und ihre Knorpel stellen nur ganz kleine Kegel dar. Bei der Betrachtung der Rumpfwirbelsäule von unten sieht man dann noch, dass im Grunde der Gefässfurche, unter der Chordascheide eine vollständige knorpelige Verbindung der Haemapophysen vorhanden ist.

Die Neurapophysen des Rumpfes sind mehr unregelmässig vierseitige, wiederum dicht schliessende Platten, ohne deutlich ausgeprägte Gelenkfortsätze, welche überhaupt Ceratodus fehlen, und sie tragen die verknöcherten Dornfortsätze (Fig. 23) seitlich, statt an ihrem Ende. Im Übrigen sind auch sie leicht vorgewölbte Platten. Auf die Vereinigung der Neur- und Haemapophysen am vordersten Ende der Wirbelsäule, seitlich von dem Axentheil hat bereits Günther die Aufmerksamkeit gelenkt.

Ein senkrechter Querschnitt durch Schwanz und Rumpfwirbelsäule (Fig. 25 und 26) zeigt nun zunächst die hoch interessante und weiter für das jüngere Alter des Ceratodus zeugende Thatsache dass die Bogenbasen in der dorsalen und ventralen Mittellinie nicht wie bei Protopterus von einander,

[1]) Philosophical Transactions. 1871.

getrennt, sondern mit einander verschmolzen sind, eine Erscheinung, die ausnahmslos stammes geschichtlich jüngeren Thieren zukommt. Diese Vereinigung ist am Schwanze (Fig. 25) stärker, al am Rumpfe.

Die Rückensaite zeigt sich überall durch die mächtig entwickelte Chordascheide stark einge schnürt, und was die an letzterer gelagerte, bindegewebige, skeletogene Schicht betrifft (Fig. 25 *sc* so ist dieselbe noch mächtiger wie bei Protopterus entwickelt und erscheint als eine recht derb Fasermasse. Ein Längsschnitt (Fig. 27), welchen ich durch die Rumpfwirbelsäule gelegt habe, zeig dann ferner ausser dem funiculus chordae (Fig. 27 *fc*), dass die Rückensaite den Bogenbasen ent sprechend regelmässig, schwach rosenkranzförmig eingeschnürt ist, nicht unregelmässig wie bei Proto pterus. Auch das ist ein Zeichen jüngeren Alters. Ferner zeigt sich die Chordascheide auf de Schnitten sowohl radiär, wie concentrisch gestreift (Fig. 25, 26, 27 *f*).

Bezüglich des geweblichen Aufbaues der Bestandtheile der Wirbelsäule kann ich mich ver hältnissmässig kurz fassen, denn Alles, was ich von der Bildung der Chordascheide bei Protopteru gesagt habe, findet seine Anwendung auch auf Ceratodus. Nur Eines möchte ich hervorheben. Wen ich bei Protopterus die Chordascheide ausschliesslich aus den Epithelzellen der Chorda, durch Bildun von Zellfortsätzen und durch Einwanderung von Zellen entstehen liess, so ist das auch bei Ceratodu der Fall; allein ich will doch darauf aufmerksam machen, dass möglicherweise bei beiden Thiere ein geringer Theil des Dickenwachsthums der Chordascheide von der skeletogenen Schicht und zwa von den innerhalb derselben entstehenden Bogenbasen abhängig sein kann. Wie bei Protopteru wuchern nämlich die Knorpelbestandtheile durch die unter dem Wachsthumsdruck zerrissen elastica (Fig. 25, 28 *ech*), und die rundlichen, oder mit flügelförmigen Fortsätzen versehenen Knorpel zellen erscheinen noch streckenweise in der Faserschicht, deren Zellen wenigstens in den periphere Lagen ausgeprägt spindelförmig und abgeplattet sind (Fig. 28). Allein, wenn nun auch das Wachs thum und die Bildung der Scheide von der skeletogenen Schicht abhängig ist, so ist das doc nur zum allergeringsten Theile der Fall, und der Satz, dass der Axentheil des Skeletts bei de Knorpelganoiden und den Dipnoi chordalen Ursprungs ist, erleidet dadurch keine wesentlich Schwächung.

Beiläufig möchte ich dann noch erwähnen, dass die Maschen der chorda in Folge der stärkere Zusammenschnürung bei Ceratodus viel enger sind, als bei Protopterus, dass der funiculus chorda wie bei den Holocephalen ein homogenes Gebilde darstellt, und dass sich an der Schwanzwirbelsäul über der Rückenmarkshöhle, in dem Schluss der Neurapophysen (Fig. 25) eine eigenartige Anordnun der Knorpelzellen in concentrischen Reihen zeigt, so dass sich hier gleichsam ein Knorpelstab nac Art des vielen Thieren, den Elasmobranchiern, den Knorpelganoiden eigenthümlichen oberen Längs bandes entwickelt.

GRUNDZÜGE DER ALLGEMEINEN STAMMESGESCHICHTE DER WIRBELTHIERE.

War bereits früher die Wirbelsäule der Elasmobranchier ausführlich Gegenstand von Veröffentlichungen[1]), und habe ich jetzt an der Hand eigener Beobachtungen den Bau und die Entwicklung dieses für die Stammesgeschichte so überaus wichtigen Systemes bei den Knorpelganoiden und den Dipnoi klar gelegt, so ist es jetzt wohl an der Zeit, nachdem mich fernerhin in den letzten Jahren Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Wirbelsäule bei sämmtlichen übrigen Wirbelthierabtheilungen ausgiebig beschäftigt haben, Untersuchungen, welche Gegenstand künftiger Abhandlungen bilden sollen, das Gesammtresultat hinzustellen. Es zeigt sich dabei, dass die stammesgeschichtlichen Auseinandersetzungen, welche ich früher in der Arbeit über die Cestracionten und später im allgemeinen Theile meines Werkes über die Elasmobranchier niedergelegt habe, in allen wesentlichen Dingen richtig sind.

Der Bau und die Entwicklung der Wirbelsäule weisen darauf hin, und keine Thatsache aus der Anatomie der übrigen Organe widerspricht dem, dass sich aus Stammformen, welche ich Urfische (Pisces aspondyli) genannt habe, drei Subclassen entwickelt haben, und zwar die Marsipobranchier als die älteste, die Tectobranchi polyspondyli als die nächst jüngere, und die Elasmobranchi polyspondyli als die jüngste.

Aus den Tectobranchi polyspondyli sind dann als älteste Ordnung die Knorpelganoiden, als jüngere die Dipnoi hervorgegangen, und aus der älteren Ordnung haben sich als ältere Unterordnung die Knochenganoiden, und als jüngere die Palaeoperennibranchiaten entwickelt. Aus ersteren sind die Teleostier, aus letzteren die Amphibien, und aus diesen wieder die Amnioten hervorgegangen. Ich denke die kleinen Stammtafeln bringen diese Auseinandersetzungen übersichtlich und klar zum Ausdruck.

Der Charakteristik der Pisces aspondyli, der Stammformen der Marsipo, Tecto- und Elasmobranchier, welche ich in dem allgemeinen Theil meines vorhin angeführten grossen Werkes gegeben habe, habe ich nur wenig hinzuzusetzen, und das betrifft eigentlich nur den Bau der Wirbelsäule.

Der wesentliche und die Festigkeit derselben ausschliesslich bedingende Bestandtheil war, wie im frühen embryonalen Leben sämmtlicher Wirbelthiere, die chorda. Diese stellte entweder einen soliden oder vacuolisirten, gerade von vorne nach hinten bis zum äussersten Schwanzende verlaufenden und dort spitz endenden, drehrunden Stab dar. Derselbe war, als erste Andeutung einer Chordascheide, von

[1]) Das natürliche System der Elasmobranchier, Jena 1879—82.

einer ausserordentlich zarten cuticula chordae umgeben, und um diese lagerte sich in concentrischer Anordnung der Zellelemente eine ausserordentlich dünne, bindegewebige, skeletogene Schicht, welche um das Rückenmark und um die Leibeshöhle herumwachsend und sich in der Nähe der chorda verdickend ein zusammenhängendes Neural- und Haemalrohr darstellte. Dieselbe hing continuirlich mit den interstitiellen Bindesubstanzen und den Cutiselementen zusammen und wurde von den Gefässen und den alternirenden Rückenmarksnerven durchbrochen, durch dieselben regelmässig in Vor- oder Urwirbelabschnitte (Skleromere) getheilt. Diese entsprechen dann sowohl den Myo- als den Neuromeren. Von der Entwicklung eigentlicher Wirbelelemente fand sich keine Spur. Die Entwicklung der cuticula chordae und der skeletogenen Schicht war nahezu gleich, und ich habe das Stärkeverhältniss in der schematischen Figur 29 zum Ausdruck gebracht.

Diesen Thieren schliessen sich am nächsten die Marsipobranchier oder Cyclostomen an.

Es waren Thiere mit nackter Haut, mehrschichtiger Epidermis, acht Kiemenöffnungen, ohne Extremitäten, mit runder Mundöffnung, Hornzähnen in der Mundhöhle, mit Tentakelkranz, diphycerkem Schwanz, zusammenhängender Rücken- und Afterflosse, ohne äussere Begattungsorgane, mit Eiablage, symmetrischer Vorniere und in die Bauchhöhle sich öffnendem Perikardialsack, sowie mit einem die Nasengruben bergenden, mit einfacher Öffnung auf der dorsalen Kopffläche sich öffnenden Nasen-Gaumengang oder Nasensack. Die Festigkeit der Wirbelsäule war wesentlich durch die Rückensaite bedingt, welche durchaus vacuolisirt, mit einem oberflächlichen Chordaepithel versehen, gerade und am Schwanzende allmählich spitz auslaufend den Körper durchsetzte. Um die chorda mit ihrem Epithel zeigte sich ausser einer zarten cuticula chordae eine dünne, von dem Chordaepithel nach Art des Zahnbeins gebildete Faserschicht, und diese umschliessend eine elastica. Die Chordascheide bestand also, statt wie bei den Urfischen aus einer Schicht, aus drei. Sie gewann also an Stärke, und das habe ich in der Figur 30 zum Ausdruck gebracht. Um diese Chordascheide befand sich eine bindegewebige, der aorta entstammende, dünne, skeletogene Schicht, welche das Rückenmark und die vegetativen Organe umwachsend und dabei an Stärke zunehmend ein neurales und haemales, bindegewebiges Rohr bildete, welches wie bei den Pisces aspondyli durch die durchtretenden Nerven und Gefässe in derselben Weise gegliedert wurde. Von der Entwicklung von Wirbelbestandtheilen fand sich keine Spur, höchstens zeigte sich im Anschluss an den knorpeligen Schädel nur wenig ausgedehnt eine gleichmässige Verknorpelung der Rückenmarks- und der Blutgefässscheide.

Dieser älteste Zweig der Pisces aspondyli, von welchem fossil keine Spur mehr nachweisbar ist, erscheint im Aussterben begriffen und ist ja in der Jetztzeit nur durch Myxine und Petromyzon vertreten.

Wurde nun bei den niedersten und ältesten Formen das eigentliche Axenskelett wesentlich von der chorda und nur zum geringeren Theile von der Chordascheide und der skeletogenen Schicht gebildet, und ist die Festigkeit und somit die Leistungsfähigkeit wesentlich von der Rückensaite abhängig, so müssen diejenigen diesen Urformen am nächsten stehenden Thiere, deren Wirbelsäule sich hauptsächlich aus der chorda und aus den aus dieser hervorgegangenen Elementen aufbaut, älter sein, als diejenigen, bei denen dies nicht oder nicht durchaus der Fall ist.

Die Knorpelganoiden und Dipnoi sind diejenigen Thiere, bei welchen sich die Wirbelsäule wesentlich aus der chorda und den Chordaderivaten aufbaut, und bei denen die nach der Rückensaite, also sekundär aus dem Aortensystem hervorgehende, skeletogene Schicht nur eine Nebenrolle spielt, während das Umgekehrte bei den Elasmobranchiern der Fall ist. Knorpelganoiden und Dipnoi schliessen sich also den Stammformen näher an, als die Elasmobranchier. Sie sind nicht aus einander hervorgegangen, sondern stellen verschiedene Entwicklungsreihen dar, und es lässt sich das dahin

ausdrücken, dass man sagt, die Knorpelganoiden bewahren den ursprünglichen, chordalen Aufbau der Wirbelsäule am reinsten, während derselbe bei den Elasmobranchiern zurücktritt und durch den skeletogenen Aufbau ersetzt wird. Erstere sind also Thiere mit chordalem, letztere mit skeletogenem Axenskelett. Es sind ihnen nur Stammformen gemeinsam, die Pisces aspondyli, und das lässt sich schon daraus schliessen, dass der ursprüngliche Bau der Wirbelsäule bei den beiden Entwicklungsreihen der gleiche ist, und dass sich die divergente Entwicklung der Wirbelsäule erst dann geltend macht, wenn sich die drei Bestandtheile chorda, Chordascheide und skeletogene Schicht gebildet haben.

Wenn nun aber die Elasmobranchier mit ihren selbst in den niedersten Formen hoch entwickelten Organisationen sich nicht direkt aus den Pisces aspondyli entwickelt hatten, sondern erst durch ausgestorbene Mittelglieder, welche ich unter dem Namen Elasmobranchi polyspondyli zusammenfasste und beschrieb, und deren frühester Vertreter wahrscheinlich Onchus ist, mit ihnen in Verbindung standen, so ist dasselbe auch für die Knorpelganoiden und die Dipnoi anzunehmen. Die relativ hohe Entwicklung ihrer Organe weist ebenfalls mit Nothwendigkeit auf niedriger stehende Vermittlungsformen hin, welche, wenn auch vollkommen und seit lange, wahrscheinlich schon in der paläozoischen Periode ausgestorben, eine ähnliche Entwicklungsstufe wie die Elasmobranchi polyspondyli darstellten, und welche ich dem entsprechend mit dem Namen Tectobranchi polyspondyli bezeichnen will. Die zoologischen Merkmale lassen sich an der Hand der Merkmale, welche den Organisationen der Dipnoi und der lebenden sowohl, wie ausgestorbenen Knorpelganoiden eigenthümlich sind, ebenso gut klar legen, wie das bei den Elasmobranchiern der Fall war.

Die Tectobranchi polyspondyli waren Thiere mit unverknöcherter und unverkalkter, theilweise knorpeliger Wirbelsäule und einem vollkommen knorpeligen Primordialkranium. Sie waren diphycerk, mit ungetheilter, gleichmässiger Rücken- und Afterflosse. Das Ende der Wirbelsäule war nicht aufgebogen. Dieselben waren am Rumpfe und Schwanze mit entweder einzeln stehenden, oder hie und da bereits zu Platten (Schuppen) verschmolzenen Placoidschuppen bedeckt, welche am Kopfe sowohl, wie an den vorhandenen vorderen Extremitäten bereits ein Dermalskelett, einen knöchernen Belegschädel, beziehungsweise einen sekundären Schultergürtel bildeten. Die Thiere besassen ferner, im Anschluss an die letzte Kiemenspalte paarige Brustflossen und in der Umgebung des Afters ebensolche Bauchflossen, mit centralem, axialen, fadenförmigen oder biserialen Archipterygium, je nachdem in die vordere Extremität lediglich der eine mittlere Kiemenstrahl des letzten Kiemenbogens, oder auch alle benachbarten als seriale mit hineingewachsen waren. In ähnlicher homodynamer Weise verhielt sich dann das Skelett der hinteren Extremität. Dasselbe war aber niemals dem der vorderen homolog, sondern nur analog; es war unabhängig von dem Kiemenskelett selbständig in der Axe der Extremitätenanlage entstanden. Ich lege ein besonderes Gewicht auf diesen Ausspruch, insofern ich die Gültigkeit desselben für alle mit Extremitäten versehenen Wirbelthiere aufrecht erhalte. Ferner waren bei diesen Thieren in ausgedehnter Weise Kopfgruben, und am Rumpfe und am Schwanze Organe der Seitenlinie vorhanden. Das Maul stand quer, die Mundhöhle war mit Hornzähnen, zum Theil auch mit feinen, kegelförmigen Schmelzzähnen bewaffnet. Es zeigten sich mehrfache Klappenreihen im conus arteriosus, ferner Spiralklappen im Darm, dann traten symmetrische metanephros (Urnieren) auf. Entwickelte innere Geschlechtsgänge fanden sich kaum, dagegen pori abdominales. Ein Begattungsapparat war nicht vorhanden, dagegen wohl eine papilla urogenitalis. Es fand sich ein inneres Kiemenskelett, eine Kiemenhöhle, ein Kiemendeckel mit im Innern ausgebildeten dermalen, knöchernen operculum (Tectobranchi). Sechs Kiemenspalten waren vorhanden. Es fand sich kein Tentakelkranz, ebenso wenig zeigten sich Lippenknorpel. Es fehlte ein an der Schädeloberfläche sich öffnender

ductus endolymphaticus. Dagegen zeigten sich zwei getrennte Nasengruben vor dem Auge, auf dem ethmoidalen Theil des Schädels. Ein Nasensack fehlte, ein fest mit dem knorpeligen Schädel verbundenes palato-quadratum war vorhanden. Das rostrum war unbedeutend entwickelt oder fehlte.

Die Vertreter sind meiner Ansicht nach unter den Placodermen der paläozoischen Periode zu suchen, wie ich in kommenden Abhandlungen weiter ausführen zu können hoffe.

Was nun im Besonderen die Wirbelsäule betrifft, so bestand dieselbe aus einer vacuolisirten chorda, welche drehrund gestaltet und an der Oberfläche mit einem Chordaepithel versehen, gerade und spitz auslaufend sich bis an das Ende des Schwanzes erstreckte. Um dieselbe befand sich eine weiche, unverkalkte und unverknöcherte Chordascheide von einer etwa $^1/_3$ des Durchmessers der Rückensaite betragenden Dicke. Dieselbe wurde lediglich von dem Chordaepithel gebildet und trug zur Festigkeit des Axenskeletts wesentlich bei. Sie bestand aus einer zarten cuticula chordae, einer zellenlosen Faserschicht und einer dickeren elastica. Um diese lagerte sich die dünne, bindegewebige, skeletogene Schicht (Fig. 31), welche wie bei den übrigen Fischen ein dickeres Neural- und Haemalrohr bildend, in diesem getrennte Knorpelstücke entwickelt zeigte. Diese waren dorsal, ventral und seitlich von einander getrennt, halfen den Rückenmarks- und Blutkanal stützen und bestanden aus Neur- und Haemapophysen und aus intercalaria sowohl, wie intercalaria accessoria. Die Knorpel wurden von den alternirenden Spinalnerven, jedoch so durchbrochen, dass zwischen je zwei durchtretenden Nerven mehr als zwei Rückenmarksbogen und Schaltknorpel lagen (Polyspondylie), dass also mehrere Wirbeltheile auf ein Wirbelsäulensegment (Skleromer) kamen, ein Zustand, welcher, wie wir bei den Elasmobranchiern gesehen haben, der Aspondylie folgt. An den Enden der Neur- und und Haemapophysen konnten leichte, oberflächliche, periostale Verknöcherungen vorkommen, ein Verhältniss, welches mit Rücksicht auf paläontologische Funde von der grössten Wichtigkeit ist.

Damit tritt nun der Gegensatz zu den Elasmobranchi polyspondyli in ein klares Licht (Fig. 32). Bei diesen ist die eigentliche Chordascheide auf eine zarte cuticula chordae (elastica interna) beschränkt, und statt derselben tritt die skeletogene Chordascheide oder das skeletogene Chordarohr auf. Die mangelhafte Ausbildung der eigentlichen Hülle der Rückensaite hängt wohl davon ab, dass, während bei den ältesten Fischen, den Marsipobranchi und Tectobranchi, die Auswanderung der embryonalen Blutzellen aus der aorta noch eine sparsame ist, dieselbe aus uns unbekannten Gründen bei den Elasmobranchiern stärker vor sich geht. Hand in Hand damit geht dann ein starker Theilungsprocess dieser eingewanderten Zellen, wodurch den Chordaelementen die Ernährungsflüssigkeit entzogen, zugleich aber der Raum für ihre Weiter- und Umbildung beschränkt wird.

Aus diesen Tectobranchi polyspondyli haben sich nun zunächst die ausgestorbenen und jetzt lebenden Knorpelganoiden als ältere, die lebenden und ausgestorbenen Dipnoi als jüngere Unterordnung entwickelt, erstere dadurch ausgezeichnet, dass die Entwicklung der Faserschicht der chorda neben sonstigen Organisationen weiter fortschreitet, während letztere neben dem zunehmenden Wachsthum der Faserschicht eine Massenwanderung der Elemente des Chordaepithels in dieselbe zeigen, ein Zustand, der uns zwingt in einem natürlichen zoologischen System Knorpelganoiden und Dipnoi aus einander zu halten.

Die Dipnoi zeigen nun die höchste erreichbare Stufe des Aufbaues des Axentheils der Wirbelsäule aus den Chordaelementen. Sie überschreiten diese Organisation nicht und sind demnach, was auch durch die Paläontologie vollkommen bestätigt wird, eine im Aussterben begriffene Unterordnung. Die Knorpelganoiden bleiben dagegen auf einer niederen Entwicklungsstufe stehen und sind in Folge dessen ausbildungsfähiger, wenn auch die Umbildung in einer anderen Richtung vor sich gehen muss, wie bei den Dipnoi. Da nun eine solche auf dem Wege der Weiterbildung chordaler Elemente keine

Aussicht auf Bestand gewährt, so muss dieselbe, wenn nicht ein neues Element in den Aufbau der Wirbelsäule eintritt, was bei keinem Wirbelthiere der Fall ist, auf dem Wege der Weiterbildung skeletogener Bestandtheile erfolgen. Das wäre ja nun denkbar auf dem Wege, den die Bildung der skeletogenen Elemente bei den Elasmobranchiern einschlägt, bei denen die Entwicklung derselben, ich möchte sagen stürmisch, massenhaft vor sich geht; allein wir haben gesehen, dass auf diesem Wege doch nur einem allmählichen Aussterben dieser Subclasse Vorschub geleistet wird, dass also dieser Weg zur Erhaltung der Race nicht vollkommen ist. So sehen wir denn eine andere Richtung eingeschlagen, wobei das Bestehende langsam geändert wird, wobei nicht stürmische, sondern allmähliche, langsame Fortbildung, beziehungsweise Rückbildung der vorhandenen Bildungsbestandtheile Platz greift und damit ist dann der Bestand gesicherter.

Die langsamen, nicht die sprungweisen Veränderungen in sämmtlichen Bestandtheilen, nicht in dem einen allein, oder vorwiegend in dem einen, entsprechen am meisten den nicht sprungweise, sondern langsam vor sich gehenden äusseren Veränderungen, und so sehen wir denn auch, dass sich aus den Knorpelganoiden zahlreiche, kräftige, fortbildungsfähige Geschlechter herausbilden. Aus ihnen gehen die Vorläufer der Knochenfische, die Knochenganoiden, und aus ihnen die Palaeoperennibranchiaten, die Vorläufer der Amphibien und damit sämmtlicher Amnioten hervor, letztere die jüngere, erstere die ältere Unterordnung darstellend, welche mit den Teleostiern den Abschluss ihrer Entwicklung vorläufig, vielleicht definitiv erreicht.

Die Stammesgeschichte dieser Unterordnungen und ihrer Nachkömmlinge will ich hier nicht verfolgen. Es bedarf dazu vorher der Schilderung der anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse ihrer Wirbelsäule, und diese muss ich mir für eine hoffentlich nahe Zukunft vorbehalten; allein da meine Untersuchungen hierüber bereits zu einem grundlegenden Resultat gelangt sind, so will ich wenigstens das Gemeinsame im Fortschritt dieser beiden Unterordnungen und ihrer Nachkommen hervorheben, und es liegt in dieser Gemeinsamkeit ein sicherer Beweis für ihre gemeinschaftliche Abstammung.

Das Chordaepithel entwickelt allerdings anfangs noch, wie namentlich bei den Knochenganoiden eine eigentliche Chordascheide mit allen drei Elementen, allein die Dicke dieses Bestandtheils der Wirbelsäule (Fig. 33) steht bereits zurück gegenüber der Entwicklung der skeletogenen Scheide. Diese ist stärker geworden, und in demselben Maasse, wie die Entwicklung weiter fortschreitet, in demselben Maasse wird die Bildung der eigentlichen Chordascheide unterdrückt, und es bleibt wie bei vielen Teleostiern, bei allen Amphibien und den Amnioten, indem elastica und Faserschicht verschwinden, nur die cuticula chordae als zuletzt gebildeter Theil der eigentlichen Chordascheide übrig, um dann schliesslich mit der chorda selbst und ihrem Epithel vollkommen zu verschwinden.

Wird nun auf diese Weise der Aufbau der Wirbelsäule der Tectobranchier (Fig. 34) in den wesentlichsten Verhältnissen, dem der Wirbelsäule der Elasmobranchier (Fig. 32) immer ähnlicher, insofern die Wirbelsäule bei diesen auch nur von der chorda, der cuticula chordae und der skeletogenen Schicht gebildet wird, so ist doch ein gewaltiger Unterschied in dem weiteren Verhalten der skeletogenen Schicht vorhanden, und es ist durchaus nöthig bereits an dieser Stelle den Unterschied scharf und klar hervorzuheben.

Bei den Elasmobranchiern trennt sich der rings um die chorda gelagerte Theil der skeletogenen Schicht von dem Bogentheil derselben und zwar durch Ausbildung einer cuticularen Membran, der bekannten elastica externa der Autoren (Fig. 35). Von jetzt an machen, wie ich das in ausfährlicher Weise in meinem Werke über die Elasmobranchier aus einander gesetzt habe, Bogentheil und Wirbelkörperantheil der skeletogenen Schicht ihre eigene Entwicklung durch.

Ganz anders verhält es sich dagegen bei den Tectobranchiern. Bei diesen fehlt die Ausbildung der elastica externa und die Masse der skeletogenen Schicht, welche um die chorda und um die cuticula chordae gelagert ist, fällt immer mehr in die Entwicklungssphäre (Fig. 36) des Bogenantheils der skeletogenen Schicht. Man drückt das gewöhnlich so aus, dass man sagt, die Bogen bilden vor allem den Wirbelkörper. Das ist vollkommen richtig, namentlich gilt es für die Amphibien und die Amnioten.

Die Knorpelumwandlung im Bogentheil der skeletogenen Schicht schreitet in immer grösserem Maasse in dem Theil der skeletogenen Schicht vor, welcher um die chorda gelagert zur Reihe der Wirbelkörper wird. Somit können wir mit Fug und Recht folgendes sagen:

Die Elasmobranchier sind Thiere mit einer ursprünglich durch Ausbildung einer elastica externa ausgezeichneten, selbständigen Wirbelkörperanlage, während die Tectobranchier ursprünglich einer solchen selbständigen Wirbelkörperanlage entbehren.

Ich lege einen besondern Werth auf diese letzte Ausdrucksform, weil in der neuesten Zeit Froriep[1]) an der Hand entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen bei höheren Wirbelthieren zur Aufstellung einer selbständigen Anlage des Wirbelkörpers gegenüber den Bogen gelangt.

Wäre das richtig, dann wäre ein Theil meiner stammesgeschichtlichen Erörterungen falsch; allein ich habe bei eigenen Untersuchungen in der Abtheilung der Amphibien und der Amnioten niemals dergleichen gesehen, glaube aber zu wissen, woher die Annahme Froriep's stammt. Seine Untersuchungen sind namentlich an den eigenartigen vordersten Wirbeln angestellt, und dann findet man in späteren Entwicklungsstadien allerdings Bilder, welche für die angenommene Trennung sprechen, allein diese Erscheinungen sind, wie wir später sehen werden, sekundärer Natur.

Wirft man nun noch einmal einen Blick auf das Vorangegangene, so ergiebt sich auf das Klarste, dass von einer Homologie zwischen der elastica interna der Elasmobranchier und der elastica der Tectobranchier keine Rede ist. Sie sind einander ähnlich, aber nicht gleich. Somit wäre es die höchste Zeit andere Namen einzuführen, und ich schlage den Entwicklungsverhältnissen entsprechend vor, die elastica externa der Elasmobranchier als elastica sceleti, die elastica der Tectobranchier als elastica chordae zu bezeichnen, dagegen für die elastica interna der Autoren den Namen cuticula chordae beizubehalten. Bei dieser Namengebung, glaube ich, kommt die verschiedene Entstehungsweise klar zum Ausdruck.

---

[1]) Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule etc. Archiv für Anatomie und Physiologie 1883.

August 1883.

BUCHSTABENERKLÄRUNG FÜR TAFEL I UND II.

a. Axentheil der Wirbelsäule.
ao. aorta.
b. Bogen.
cch. cuticula chordae.
che. chordaepithel.
ech. elastica chordae.
f. Faserschicht.
fc. funiculus chordae.
h. Haemapophysen.
ih. intercalaria haemalia.
iha. intercalaria haemalia accessoria.
in. intercalaria neuralia.
ina. intercalaria neuralia accessoria.
k. Oberflächenverkalkung.
n. Neurapophysen.
pa. processus articulares.
ps. processus spinosi.
r. Rippen.
sc. Sceletogene Schicht.

FARBENERKLÄRUNG FÜR TAFEL III.

gelb. Knorpel.
roth. Sceletogene Schicht.
grün. Chordascheide.
schwarz. elastica sceleti.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

TAFEL I.

KNORPELGANOIDEN.

Figur 1.

Stück eines Querschnitts durch die Wirbelsäule von Acipenser ruthenus (13 mm). System 7 Oc. 3 Hartnack.

Figur 2.

Stück eines Querschnitts durch die vorderste Rumpfpartie der Wirbelsäule von Acipenser ruthenus (13 mm). System Oc. 3 Hartnack.

Figur 3.

Stück eines Querschnitts durch die Wirbelsäule von Acipenser ruthenus (3 cm). System 7 Oc. 3 Hartnack.

Figur 4.

Stück eines Querschnitts durch die Wirbelsäule von Acipenser ruthenus (5 cm). System 7 Oc. 3 Hartnack.

Figur 5.

Stück eines Querschnitts durch die Wirbelsäule von Acipenser ruthenus (12 cm). System 7 Oc. 3 Hartnack.

Figur 6.

Stück eines Querschnitts durch die Wirbelsäule von Acipenser ruthenus (12 cm). Immers: 9 Oc. 3 Hartnack.

Figur 7.

Stück eines Querschnitts durch die Wirbelsäule von Acipenser ruthenus (12 cm). Immers: 9 Oc. 3 Hartnack.

Figur 8.

Gr. 4/1. Querschnitt durch die Wirbelsäule (Schwanz) von Acipenser sturio.

Figur 9.

Gr. 4/1. Längsschnitt durch die Schwanzwirbelsäule von Acipenser sturio.

Figur 10.

Natürl. Gr. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Rumpfwirbelsäule von Acipenser sturio.

Figur 11.

Natürl. Gr. Querschnitt durch den vorderen Theil der Rumpfwirbelsäule von Acipenser sturio.

Figur 12.

Natürl. Gr. Seitenansicht der Schwanzwirbelsäule von Acipenser sturio.

Figur 13.

Natürl. Gr. Seitenansicht des hinteren Theiles der Rumpfwirbelsäule von Acipenser sturio.

Figur 14.

Natürl. Gr. Unteransicht des hinteren Theiles der Rumpfwirbelsäule von Acipenser sturio.

TAFEL II.

PROTOPTERUS.

Figur 15.

Gr. 2/1. Seitenansicht der Schwanzwirbelsäule von Protopterus annectens.

Figur 16.

Gr. 2/1. Seitenansicht der Rumpfwirbelsäule von Protopterus annectens.

Figur 17.

Gr. 4/1. Querschnitt durch die Schwanzwirbelsäule von Protopterus annectens.

Figur 18.

Gr. 4/1. Längsschnitt durch die Schwanzwirbelsäule von Protopterus annectens.

Figur 19.

Stück eines Querschnitts durch die Schwanzwirbelsäule von Protopterus annectens (System 7 Oc. 3 Hartnack.)

Figur 20.

Stück eines Querschnitts durch die Schwanzwirbelsäule von Protopterus annectens (System 7 Oc. 3 Hartnack).

Figur 21.

Stück eines Querschnitts durch die Schwanzwirbelsäule von Protopterus annectens (System 5 Oc. 3 Hartnack).

CERATODUS.

Figur 22.

Gr. 3/1. Seitenansicht eines Stückes der Schwanzwirbelsäule von Ceratodus miolepis.

Figur 23.

Gr. 2/1. Seitenansicht eines Stückes der Rumpfwirbelsäule von Ceratodus miolepis.

Figur 24.

Gr. 2/1. Unteransicht eines Theiles der Rumpfwirbelsäule von Ceratodus miolepis.

Figur 25.

Gr. 3/1. Querschnitt durch die Schwanzwirbelsäule von Ceratodus miolepis.

Figur 26.

Gr. 2/1. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule von Ceratodus miolepis.

Figur 27.

Gr. 2/1. Längsschnitt durch die Rumpfwirbelsäule von Ceratodus miolepis.

Figur 28.

Stück eines Querschnitts durch die Schwanzwirbelsäule von Ceratodus miolepis (System 5 Oc. 3 Hartnack).

Druck von Issleib & Rietzschel in Gera.

Fig. 1

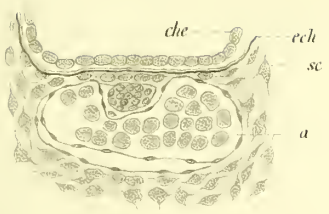


Fig. 2.

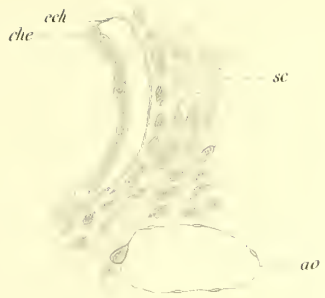


Fig. 3.

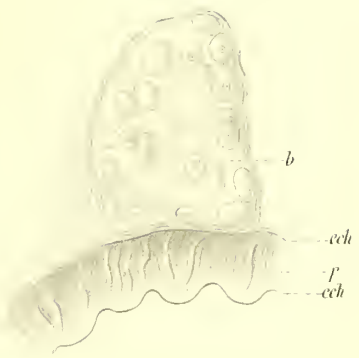


Fig. 6.

Fig. 4.

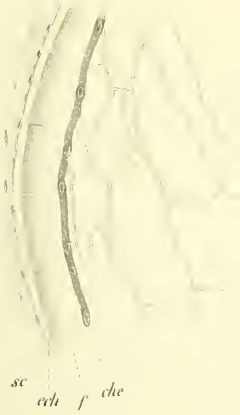


Fig. 5.

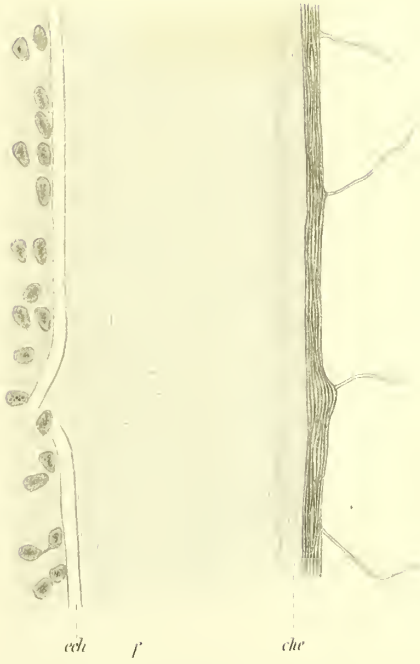


Fig. 7.

Fig. 8.

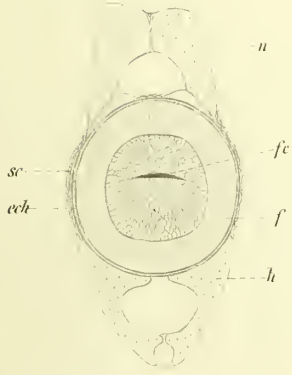


Fig. 10.

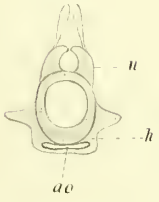


Fig. 12.

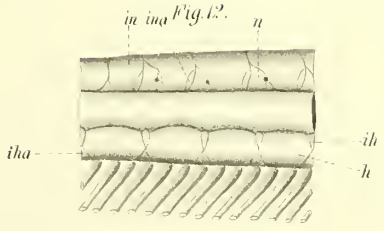


Fig. 9.

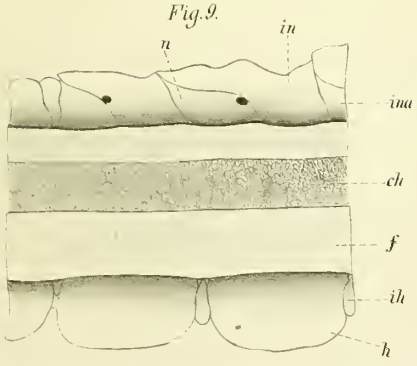


Fig. 11.

Fig. 13.

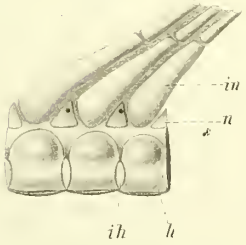
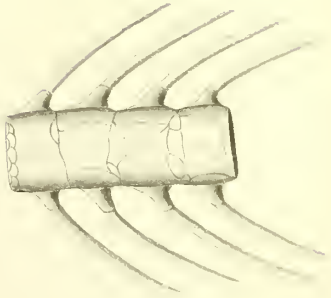


Fig. 14.

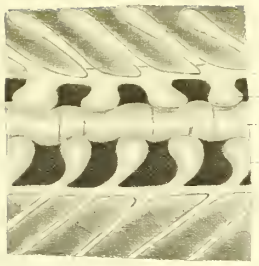


Hasse et Adelmann Lith.

Verlag von Gustav Fischer

Protopterus

Fig. 15.



Gr. 2/1

Fig. 16.

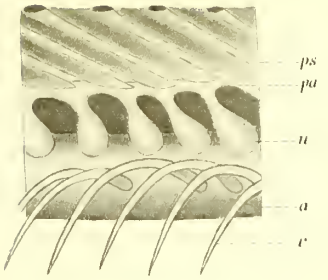
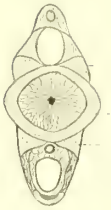


Fig. 17.



Gr. 4/1

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

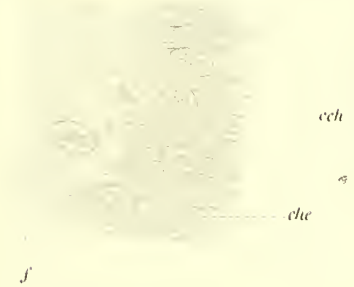
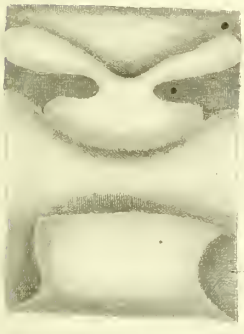


Fig. 21.

Ceratodus

Fig. 22.



Gr. 3/1

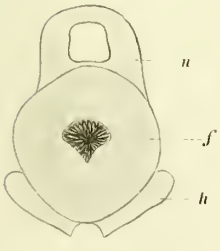
Fig. 23.

Gr. 2/1

Fig. 24.

Fig. 25.

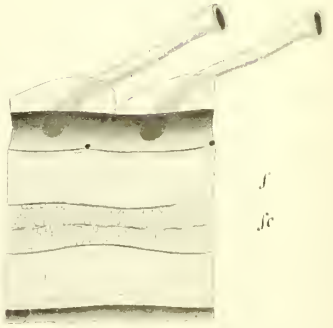
Fig. 26.



Gr. 2/1

Fig. 28.

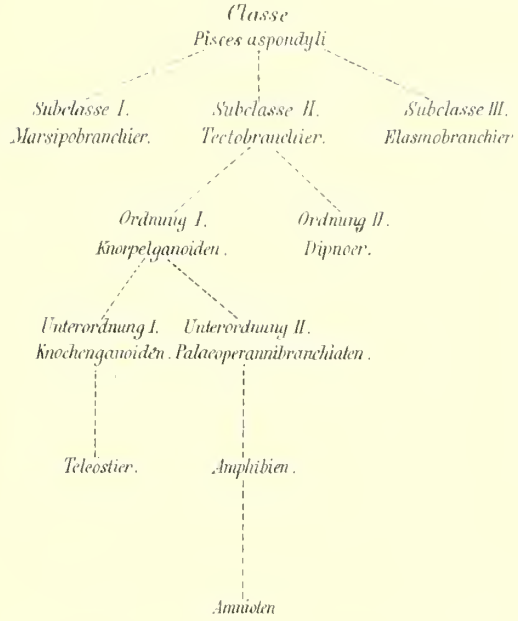
Fig. 27.



Gr. 2/1

Stammtafel I

Stammtafel II.



Urfische
Pisces aspondyli,
Fig. 29.

Marsipobranchier.
Fig. 30.

Knorpelganoiden und Dipnoi.
Fig. 31.

Elasmobranchier.
Fig. 32.

Knochenganoiden und Teleostier
Fig. 33.

Amphibien und Amnioten.
Fig. 34.

Elasmobranchier.
Fig. 35.

Tectobranchier.
Fig. 36.

sse del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.